Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Beiträge zur Kenntnis der Gattung Balanophora

von

Prof. **E. Heinricher.**

(Mit 1 Tafel und 3 Textfiguren.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 21. März 1907.)

Vorbemerkungen. Während meines Aufenthaltes in Tjibodas auf Java hatte ich Gelegenheit, zwei Arten von *Balanophora* (*B. globosa* und *B. elongata*) selbst einzusammeln, und anderes lebendes Material erhielt ich durch die gütige Vermittlung Prof. Treub's, indem der pflanzenkundige Pajdan aus der Umgebung von Soecaboemi dieselben *Balanophora*-Arten und gewaltige Exemplare von *Ropalocnemis* überbrachte.

Dieses Material wurde in Alkohol (zum Teil vorbehandelt mit Sublimatalkohol) konserviert nach Europa mitgenommen und soll nun bei einer Reihe von Untersuchungen Verwendung finden. Im ganzen sind die Kenntnisse über diese so interessanten parasitischen Samenpflanzen noch so lückenhaft, daß mir dieses Unternehmen durchaus dankenswert und fruchtbringend erscheint.

Da mir selbst aber leider die Muße fehlt, mich diesen Untersuchungen in weiter ausgreifender Weise zu widmen, so wird Herr Max Strigl, zur Zeit Assistent am hiesigen botanischen Institut, unter meiner Leitung und Kontrolle den größeren Teil derselben ausführen. Die zunächst geplanten Arbeiten eröffne ich mit der vorliegenden Mitteilung, die auf Grund von Untersuchungen an *Balanophora globosa* und *B. elongata* nach Vorausschickung eines historischen Überblickes, betreffend den Werdegang unserer Kenntnisse über den Aufbau der *Balanophora*-Knolle und des *Balanophora*-Thallus, die bezüglichen Tatsachen erweitert und in einer der Gegenwart entsprechenden Fassung zu geben versucht. Auch werden die vermutbaren Keimungsbedingungen wie die Entwicklungsweise erörtert.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

In einer folgenden Abhandlung soll Herr Strigl den eigenartigen Bau der Rinde der *Balanophora*-Knollen erläutern und in einer weiteren wird derselbe den Thallusbau eingehend schildern und besonders bestrebt sein, dies auf Grund guter und reichlicher Abbildungen durchzuführen.

Endlich soll eine Ergänzung der Kenntnisse über das Balanophorin gebracht werden. Auch diese Aufgabe soll zum Teil Herr Strigl durchführen, doch hoffe ich, daß überdies noch von anderer Seite eine eingehende chemische Untersuchung dieses eigenartigen Stoffes folgen wird.

Der Thallus der Rafflesiaceen ist in den Wirtswurzeln, welche Blüten, Knospen oder noch intramatrikale Floralpolster von *Rafflesia* oder *Brugmansia* tragen, in jedem Schnitte meist reichlich und leicht nachzuweisen. In den in Aussicht gestellten weiteren Abhandlungen der »Beiträge zur Kenntnis der Rafflesiaceen«[1] werde ich mitzuteilen haben, daß selbst die zartesten Auszweigungen solcher Wirtswurzeln schon von Thallussträngen des Parasiten durchzogen sind. Bei den Rafflesiaceen ist es darum, ganz abgesehen von anderen festgestellten Tatsachen, nicht zweifelhaft, daß der Thallus desselben Individuums wiederholt zur Blütenbildung gelangt und in einem Wurzelsystem vielleicht jahrzehntelang fortlebt.

Nach Beccari soll es sich mit dem Thallus von *Balanophora* ähnlich verhalten. In seiner Arbeit »Illustrazione di nuove specie di piante Bornensi: *Balanophoreae*«:[2] schreibt er: »Credo di potere affirmare, che quando sopra una radice di una pianta qualunque si è sviluppato e cresciuto il seme di una parasita, il tessuto cellulare di questa si spande e circola fra il tessuto della radice, in modo da potervi dar nascita ad un numero indefinito di altri individui, prodotti quindi per semplice gemmazione dalla pianta madre.« Diese Annahme schien sich ihm zunächst schon aus der Beobachtung zu bestätigen, daß, wo

---

[1] I., Denkschriften der kais. Akad. der Wissensch., mathem. naturw. Klasse, LXXVIII. Bd., Wien, 1905.

[2] Estratto dal Nuovo Giornale Botanico Italiano, Nr. 2, Maggio 1869, Firenze.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

auf einer Wirtswurzel mehrere *Balanophora*-Knollen mit entwickelten Infloreszenzen vorhanden waren, dieselben angeblich stets gleichen Geschlechts befunden wurden.

Auch die anatomische Untersuchung lieferte Stützen für seine Annahme. Er fand einen intramatrikalen Thallus in einem Querschnitte durch die Wirtswurzel, der 2 bis 3 *cm* entfernt von dem Ansatzpunkte einer *Balanophora*-Knolle gemacht war. Beccari schreibt ferner (in freier Übersetzung): »Um mich genau zu versichern, daß zwischen den beiden Ansatzstellen zweier *Balanophora*-Pflanzen auf einer und derselben Wirtswurzel eine Kommunikation des Gewebes besteht, habe ich Schnitte gemacht und dazu sehr junge Pflanzen ausgewählt; ich gelangte zur Überzeugung, daß eine solche Verbindung wirklich besteht. Ich konnte nämlich zwischen den Ansatzstellen der *Balanophora* die charakteristischen Zellen mit dem Protoplasma und Zellkern auffinden, welche mir den gegenseitigen Zusammenhang zwischen den beiden Pflanzen zeigten, obwohl mir das Gewebe hie und da unterbrochen schien, und zwar wegen des gewundenen Verlaufes zwischen den Fasern der Wirtswurzel.« Eine folgende Stelle verrät etwas Unsicherheit und erweckt den Anschein, als ob es bei dem Nachweis eines solchen kontinuierlichen Thallus doch einige Schwierigkeiten abgegeben hätte.

Dieser von Beccari entdeckte intramatrikale Thallus von *Balanophora*, der in den Wirtswurzeln an Stellen, welche keine Knollen trugen, vorhanden gewesen sein soll, wird auf Taf. III seiner Abhandlung in 4 Figuren zur Anschauung gebracht. Die Elemente des Thallus zeichnen sich danach durch große Zellkerne aus, die Zellen selbst sind im allgemeinen klein. Die Bilder gleichen sehr denjenigen, die uns vom Thallus der Rafflesiaceen vorliegen.[1]

Beccari's Beobachtungen beziehen sich auf die von ihm auf Borneo gesammelte *B. reflexa*. In seiner Abhandlung »Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen

[1] Die eine dieser Figuren (5) zeigt die angeblichen Thalluszellen in von den anderen (Fig. 2, 3, 4) abweichender Gestaltung; ihre Zellwandungen weisen eine auffällige, tüpfelartige Wandverdickung auf. Der Verfasser selbst äußert sich bezüglich der Zugehörigkeit dieser Zellen zum Thallus etwas skeptisch.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

und Balanophoreen«[1] bestätigt Solms-Laubach die Befunde Beccari's, indem er sagt: »Die Beschreibung der (von B.) gefundenen Verhältnisse stimmt durchaus mit dem, was ich teils an derselben Spezies, teils an *B. indica* sah, überein.« Bildliche Darstellungen und weitere Mitteilungen über diesen Teil des Thallus bringt die Solms-Laubach'sche Arbeit nicht.

Schon frühzeitig war erkannt worden, daß in die Knollen der *Balanophora*-Arten Auszweigungen der Wirtswurzeln eintreten und dieselben durchziehen. Die Erkenntnis der Tatsache, daß jede Knolle Bestandteile zweier Pflanzen enthält, das eigene Gewebe der *Balanophora* und die »Gefäßbündel« der Wirtspflanze, war auch Ursache, die Knollen als ein »corpus intermedium« zu bezeichnen, gegenüber den später aus den Knollen hervorbrechenden Infloreszenzen, in welchen Bildungen des Parasiten allein vorlagen. So hatte in der Hauptsache schon Blume den Aufbau der *Balanophora*-Knolle richtig erfaßt. Er schreibt:[2] »In periodo germinationis harum parasitarum corpus intermedium e ficus radicibus nascitur, naturae carnosae, atque intime coadunatum cum ejus stratis lignosis superficialibus; quarum vasis spiralibus transigitur hocce corpus carnosum, ita, ut aetate lignosum fiat.« Weiters sprach sich in dieser Richtung vollkommen sicher Unger[3] aus. Von der Knolle der *Balanophora dioica* (*B. elongata*) berichtet er: »Man ist im stande, durch Entfernung des lockeren Parenchyms die Verzweigung der vom Holzkörper der *Ficus*-Wurzel ausgehenden Gefäßbündel sehr deutlich zu sehen, so wie man durch sorgfältige Untersuchung ebenso die in demselben Mittelkörper vorhandene Verzweigung der Gefäßbündel des Parasiten zu verfolgen im stande ist.« Hier war also auch schon die Anwesenheit eines dem Parasiten eigenen Gefäßbündelsystems in der Knolle festgestellt.

---

[1] Abhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Halle, Bd. XIII, H. 3, 1875.

[2] Enumeratio plantarum Javae et inss. adjacentium. Fasc. I, 1827, p. 36.

[3] Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pflanzen. I. oder anatom.-physiolog. Teil. (Annalen des Wiener Museums der Naturgeschichte, II. Bd., Wien. 1840.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die vortreffliche und einläßliche Studie Göppert's[1] bestätigte dann die Tatsache, daß in der *Balanophora*-Knolle »die Gefäßbündel von doppelter Art sind und teils der Mutterpflanze (Wirt), teils dem Parasiten selbst angehören«.

Das Eintreten von strahlig auseinanderlaufenden Ästen des Holzkörpers der Wirtswurzel in die *Balanophora*-Knolle beschrieb dann auch Solms-Laubach,[2] während er andrerseits bemerkte: »Eigene (dem Parasiten) oder vielmehr von den bisher beschriebenen verschiedene Gefäßbündel habe ich nicht gefunden.«

Fig. 1 der Tafel gibt den Längsschnitt durch eine kleine Knolle von *Balanophora globosa* nach photographischer Aufnahme in natürlicher Größe wieder; man sieht mit aller Deutlichkeit, daß die gleichfalls halbierte Wirtswurzel, die in ihrem Endstücke vorliegt, sich in der Knolle verzweigt. Bei der Einfachheit dieser Verhältnisse und mit Rücksicht auf die angeführten Arbeiten, in denen selbe bereits richtig erkannt vorlagen, muß man sich wundern, daß Beccari in seiner angezogenen Schrift[3] über diesen Punkt zu keiner sicheren Erkenntnis kam. Solms-Laubach stellte deshalb in einer weiteren Abhandlung[4] die Zugehörigkeit der Ausstrahlungen in der *Balanophora*-Knolle zum »Nährholz« neuerdings fest und teilt ferner in derselben die wichtige, neue Tatsache mit, daß die Ausstrahlungen ihrer ganzen Länge nach mit einzelnen Thalluszellen der *Balanophora* oder Nestern derselben derart angefüllt sind, daß die Bestandteile des Nährholzes in ihnen nur wie schmale, diese umspinnende Platten erscheinen. In der einzigen Fig. 5, Taf. XXV, gibt Solms-Laubach ein schematisches Bild dieses Thallus.

---

[1] Über den Bau der Balanophoreen sowie über das Vorkommen von Wachs in ihnen und in anderen Pflanzen. (Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., Vol. XVIII, Suppl. 1842.)

[2] Über den Bau und die Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen. (Jahrb. f. wiss. Bot., VI, 1867/68, p. 533.)

[3] L. c., p. 71; die Arbeit erschien 1869.

[4] Das Haustorium der Loranthaceen und der Thallus der Rafflesiaceen und Balanophoreen. (Abhandlungen der naturf. Gesellschaft zu Halle, Bd. XIII, H. 3, 1875, p. 33.)

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Kenntnis von diesem innerhalb der »Gefäßstränge«, die der Wirt in die *Balanophora*-Knolle treibt, vorhandenen Thallus ist unter den Botanikern, meine ich, jedenfalls wenig verbreitet. Schuld daran mag sein, daß in populären Werken dieser Thallus nirgends erwähnt wird. So schreibt z. B. Sachs:[1] »Die Holzbündel der Nährwurzeln, auf denen *Balanophora* schmarotzt, wachsen in den knolligen Vegetationskörper derselben hinein und dienen gewissermaßen als Gefäßbündel für den Parasiten.« Von einer Erwähnung des Thallus keine Spur!

Auch Solms-Laubach behandelt diesen Thallus in der zitierten Abhandlung etwas karg und in Engler's Bearbeitung der Balanophoreen in den «Natürlichen Pflanzenfamilien» ist seiner gar nicht gedacht. So konnte es kommen, daß ich, als mir dieser Thallus vor Augen trat, eine vollständig neue Entdeckung gemacht zu haben glaubte.

Dieser Thallus ist aber ohne Zweifel von ganz besonderem Interesse und von einer Eigenart, welche uns bisher von keiner anderen parasitischen Pflanze bekannt ist. Dazu kommt, daß er wenigstens für die *Balanophora*-Arten, die ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, auch der alleinige ist.

Einen intramatrikalen Thallus, wie ihn Beccari für die außerhalb der Knollen gelegenen Wurzelteile der Nährpflanzen von *B. reflexa* und Solms-Laubach auch von *B. indica* beschreiben und erwähnen und von welchem aus eine vegetative Propagation, ähnlich wie sie dem Thallus der Rafflesiaceen zukommt, ausgehen soll, konnte ich weder bei *B. globosa* noch bei *B. elongata* antreffen, so daß für diese Arten das Hervorgehen jeder Knolle aus einem Samen angenommen werden muß oder höchstens noch eine vegetative Propagation in viel beschränkterem Umfange denkbar erscheint, nämlich so, daß unmittelbar neben einer Knolle der *Balanophora* von ihrem Thallus aus eine neue Knolle entstehen könnte. Von einer weiteren Verbreitung des Thallus durch die knollenfreien Wurzelstücke der Nährpflanzen kann bei diesen Arten aber bestimmt nicht die Rede sein.

---

[1] Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1882, p. 445.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bei *B. reflexa* und *B. indica* mögen ja die Angaben Beccari's und Solms-Laubach's zu Recht bestehen, immerhin ist eine neuerliche Untersuchung der Verhältnisse bei beiden Arten wünschenswert. Es erscheint eine Täuschung durch die autosuggestive Vorstellung, es müßten bei *Balanophora* ähnliche Verhältnisse herrschen wie bei den Rafflesiaceen, nicht außerhalb der Grenzen des Möglichen. Jedenfalls dürfte die Analogie zwischen dem Thallus der Rafflesiaceen und der *Balanophora*-Arten nach den oben verzeichneten Befunden an *B. globosa* und *B. elongata* nicht so weitgehend und vollkommen sein, wie es Solms-Laubach annimmt.[1]

Die Tatsachen, die ich zur Begründung meiner Aussage anzuführen habe, sind folgende:

1. Ich habe in vollkommener Überzeugung von der Richtigkeit der Beccari'schen und Solms-Laubach'schen Angaben schon in Java Wurzelstücke von Wirtspflanzen, auf denen *Balanophora*-Knollen (und andere, auf denen solche von *Ropalocnemis*)[2] aufsaßen, untersucht, um den Thallus des Parasiten zu sehen, aber keinen solchen gefunden, so leicht andrerseits dieses Ziel erreicht wurde, wenn Wirtswurzeln von *Rafflesia* oder *Brugmansia* geprüft wurden.

2. Auch die eingehende Untersuchung, die später in Innsbruck am konservierten Material vorgenommen wurde, hatte ein gleiches negatives Ergebnis.

Über letztere will ich einige nähere Angaben vorlegen. Fig. 1 der Tafel zeigt, wie schon erwähnt, die photographierte Hälfte einer jüngeren Knolle von *Balanophora globosa* mit dem längsdurchschnittenen Endstück der Wirtswurzel, der sie aufsaß. Dieses etwa 7 *mm* lange Endstück war ursprünglich im Zusammenhang mit einem 9 *cm* langen Stück der betreffenden Wurzel. Letztere wurde nun in verschiedenen Regionen auf einen intramatrikalen Thallus genauestens untersucht; so in 2 *cm*, 1 *cm* und $^1/_2$ *cm* Abstand von der *Balanophora*-Knolle. Nirgends war eine Spur eines solchen zu entdecken. Erst in der Region, wo die Wurzel seitlich bereits vom Knollenparenchym der *Balanophora*

[1] Das Haustorium der Loranthaceen etc., p. 34.

[2] Diese Gattung verhält sich aber überhaupt in ihrer Thallusbildung verschieden von *Balanophora*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

begrenzt war, konnte ein Thallus nachgewiesen werden. Seine sehr großzelligen Elemente sind recht auffallend und weit verschieden von den Thalluszellen der Rafflesiaceen und den Abbildungen, die Beccari vom intramatrikalen *Balanophora*-Thallus gibt.[1]

Fig. 2 gibt eine durchschnittene jüngere Knolle von *B. elongata* wieder; die Wurzel des Wirtes ist längsdurchschnitten und zeigt eine starke Hypertrophie, die schon außerhalb der *Balanophora*-Knolle beginnt und innerhalb derselben zu einer keuligen Erweiterung wird, von der auch hier in deutlichster Weise Auszweigungen in die Knolle des Parasiten übertreten.

Fig. 1.

Fig. 2.

Auch in dem Falle wurde die stärkere Hälfte der Wirtswurzel genau nach einem intramatrikalen Thallus abgesucht; ein solcher fand sich aber erst in der innerhalb der Knolle des Parasiten geborgenen Wurzelpartie.[2]

Ich fand bei Tjibodas zwei noch recht jugendliche Knollen, die ihrer Farbe und Gestaltung nach sehr wahrscheinlich der *B. elongata* angehören. Sie sind in Fig. 3 der Tafel abgebildet.

[1] Die Größe der Thalluszellen hat schon Solms-Laubach betont. Er schreibt von ihnen l. c. p. 32: »Sie sind leicht zu erkennen, einmal ihrer auffallenden Größe wegen, die gegen die der umgebenden Zellen oft so absticht, daß sie beim ersten Anblick mitunter wie Lücken oder Höhlungen im Gewebe erscheinen.« Nur sehr junge Thalluszellen gleichen den von Beccari abgebildeten. Insbesondere halte ich dem Tatsächlichen entsprechend seine Fig. 2 auf Tab. III, die eine Partie aus dem Einfügungsort einer jungen *Balanophora*-Pflanze in die Wirtspflanze wiedergibt.

[2] Auffallenderweise deutet Solms-Laubach in dem auf Taf. XXV l. c. in den Fig. 2 und 3 gegebenen schematischen Abbildungen der Knollen und Wirtswurzeldurchschnitte das Thallusgewebe auch nur unmittelbar unter der Knolle in der Wurzel an, obwohl Fig. 3 ein einige Zentimeter langes, längsdurchschnittenes Wurzelstück der Knolle anhängend zeigt. Diese Figuren beziehen sich auf *B. indica*.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die kleinere der Knollen wurde der Untersuchung geopfert. Die schwache Wirtswurzel, welche die Knolle trägt, hat bei *b* ihre Basis (am dünneren Ende), bei *s* ihre intakte Spitze. Bei *e* lag unter Erdkrümchen eine schwache Seitenwurzel versteckt. Textfig. 1 gibt eine Skizze derselben Wirtswurzel mit Knolle von der entgegengesetzten Seite, so daß man die Wurzel unter der Knolle hindurchstreichen sieht und die unmittelbar unter der Insertion der Parasitenknolle befindliche knopfige Anschwellung der Wirtswurzel erkennt.

Die Wurzel wurde nun in Sektionen geteilt, und zwar von der Basis bis zur Knolle in vier und der Spitzenteil in zwei. Jede dieser Sektionen wurde dann in Serien von Längs- oder Querschnitten zerteilt und genauestens auf Thalluselemente der *Balanophora* geprüft. In keinem Schnitte wurden Thalluszellen gefunden, nur in der knöllchenartig verdickten, zum Schlusse untersuchten Partie unter der *Balanophora* waren solche vorhanden. An der außerhalb der Parasitenknolle gelegenen Wirtswurzel war also nur die unmittelbar unter der Insertion des Parasiten gelegene Stelle vom Thallus durchsetzt, die Hauptmasse des Thallus findet sich eben in den Auszweigungen der Wirtswurzel innerhalb der Knolle. Die Hypertrophie der Wirtswurzel ist aber deutlich auch auf weitere Strecken der Wurzel, die vom Thallusgewebe frei sind, zu verfolgen, äußert sich jedoch am stärksten am Orte der eigentlichen Insertion. (Vergl. auch die vortrefflichen Abbildungen bei Göppert, Tab. I, Fig. 1 und 3, und Tab. III, Fig. 31.)

In unserem Falle (Fig. 3) erscheint diese Hypertrophie nahezu auch am Spitzenteil der Wirtswurzel angedeutet, der späterhin meist verkümmert (vergl. Göppert. Tab. I, Fig. 1 und 3) und auch vollständig verschwindet, so daß die Parasitenknolle endständig an der Wirtswurzel sitzt (wie in Fig. 1 und Fig. 2 unserer Tafel), Verhältnisse, welche ihre vollständigen Analoga so häufig bei den Loranthaceen, beziehungsweise bei den sie tragenden Sprossen finden.

Über den Thallus selbst will ich hier nur einiges allgemein Orientierende bringen, während bezüglich der Einzelheiten auf die spätere Mitteilung meines Assistenten verwiesen sei. Ich

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

halte mich dabei zunächst an das zuletzt behandelte Objekt, die jüngere der in Fig. 3 dargestellten *Balanophora*-Pflanzen.

Vorerst wurde die Knolle in der Höhe von $1^1/_2$ *mm* ober der Insertion quer abgeschnitten. (Die Lage der Schnittebene ist in der beigegebenen Skizze [Textfig. 2] durch die Linie *a a* bezeichnet.) Das Bild des ersten vom oberen abgetrennten Teile gewonnenen Querschnittes zeigt das Mikrophotogramm Fig. 4. Man unterscheidet an der Peripherie den dickwandigen Rindenkomplex der Knolle, im Zentrum, in den Umrissen etwa eines x, vom Knollenparenchym gut sich abgrenzend, die in die *Balanophora* seitens der Wirtswurzel entsandte Auszweigung; ferner heben sich im Knollenparenchym einige dunkle Inseln ab, welche die dem Parasiten eigenen Gefäßbündel sind und die sich schon auf so früher Entwicklungsstufe differenziert zeigen. Schon bei der geringen Vergrößerung (9·5), mit der Fig. 4 aufgenommen wurde, werden im Wirtswurzelquerschnitte die großen Thalluszellen der *Balanophora*, ja als bemerkbare Punkte sogar die Zellkerne in ihnen unterscheidbar. Besser allerdings werden wir die typische Erscheinungsweise des Thallus in Fig. 5 ausgeprägt finden, die bei stärkerer Vergrößerung den zentralen Teil der Fig. 4, beziehungsweise des in derselben abgebildeten Schnittes enthält.

In der oberen Hälfte bemerken wir dunkle Flecken, die wir ja mit entsprechenden Stellen in Fig. 5 leicht identifizieren. Es sind durch den Parasiten abgetötete, am Präparate gebräunte oder gelbliche Gewebspartien im Nährwurzelgewebe.[1] Zum Teil zwischen denselben und nach oben, linkshin, besonders aber median nach abwärts, sehen wir das Gewebe von den großen, blasigen Thalluszellen der *Balanophora* durchsetzt, die

[1] Es sind das die gleichen Erscheinungen, welche auch in der Umgebung eindringender Haustorien der Rhinanthaceen dann, wenn sie auf verholzte Gewebe stoßen, uns begegnen. Solche Gewebspartien sind hier wie dort auch von gummösen, geflossenen und erstarrten Massen umgeben, die von verquollenen und gelösten Membranen herrühren und über deren Reaktionen etc. ich eingehend in meiner Arbeit »Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurz-Arten« (Breslau 1895, p. 47 u. ff.) berichtet habe. Es haben also offenbar auch die Thalluszellen von *Balanophora* das Vermögen, lösend auf verholzte Membranen einzuwirken.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

überdies durch die großen Zellkerne leicht kenntlich gemacht sind. An Riesenhefezellen gemahnen dieselben und auf eine an die Sprossung der Hefen erinnernde Weise erfolgt auch vielfach die Weiterbildung und Ausbreitung des Thallus.

Die außerordenliche Größe der Thalluszellen und die dadurch erzielte bedeutende Oberfläche dieses Absorptionsgewebes kann, wie schon hier bemerkt werden mag, als Resultat des Bedürfnisses angesehen werden; sie steht offenbar in Korrelation mit der Beschränkung des Thallus auf ein relativ begrenztes Gebiet des Wirtsgewebes, nämlich einzig auf das System von Auszweigungen, welche die Wirtswurzel in die *Balanophora*-Knolle treibt.

Oft scheinen die Thalluszellen isoliert im Nährgewebe zu liegen,[1] doch ist der Zusammenhang im Raume stets gewahrt und nachweisbar.

In ähnlicher Weise, wie es Fig. 6 zeigt, erwies sich das ganze Nährwurzelgewebe in der noch jugendlichen Knolle der Fig. 3 vom Thalius der *Balanophora* durchsetzt und dieselbe Durchsetzung zeigen die Nährwurzelauszweigungen auch in älteren Knollen.

Da die Arbeit meines Assistenten eine eingehende Darstellung des Thallus von *Balanophora* bringen und dort auch die physiologische Charakterisierung dieses Thallusgewebes als Absorptionssystem des Parasiten behandelt werden soll, unterlasse ich diesbezüglich weitere Mitteilungen. Mir kam es nur

---

[1] Solche isoliert im Nährgewebe liegende Thalluszellen finden sich auch in der Fig. 2, Tab. III, die dem Schnitte durch den Insertionspunkt einer jungen *Balanophora*-Knolle in der Wirtswurzel entnommen ist, bei Beccari. Seine Bemerkung im Texte: »La medesima Fig. 2 fa ancora vedere alcune cellule (*cl*) con nucleo, che sono già disgiunte dalle altre« läßt schließen, daß er das Stattfinden einer selbsttätigen Isolierung solcher Thalluszellen im Gewebe des Wirtes annahm. Auch Solms-Laubach schreibt (doch bezieht sich dies auf den Thallus im hypertrophischen Teil der außerhalb der Knolle gelegenen Wirtswurzel): »In diesen hypertrophischen Holzgewebsmassen . . . . finden sich die Thalluszellen, einzeln oder gruppenweise beisammenliegend, in größerer oder geringerer Menge zerstreut auf jedem Durchschnitte vor.« Doch hat Solms damit sicherlich nur die Isolierung in der Schnittebene gemeint.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

darauf an, einmal, wenn auch nur bei schwacher Vergrößerung, ein typisches Bild vom *Balanophora*-Thallus zu geben.

Nur über jenen Teil des Thallus möchte ich noch etwas berichten, der in der außerhalb der *Balanophora*-Knolle gelegenen Partie der Wirtswurzel, das ist in der knöllchenartig hypertrophierten (Textfig. 1 erkennbaren), nachzuweisen war.

Um die Grenzen genau festzustellen, wie weit der Thallus von der Insertionsstelle der Knolle aus basal- und spitzenwärts

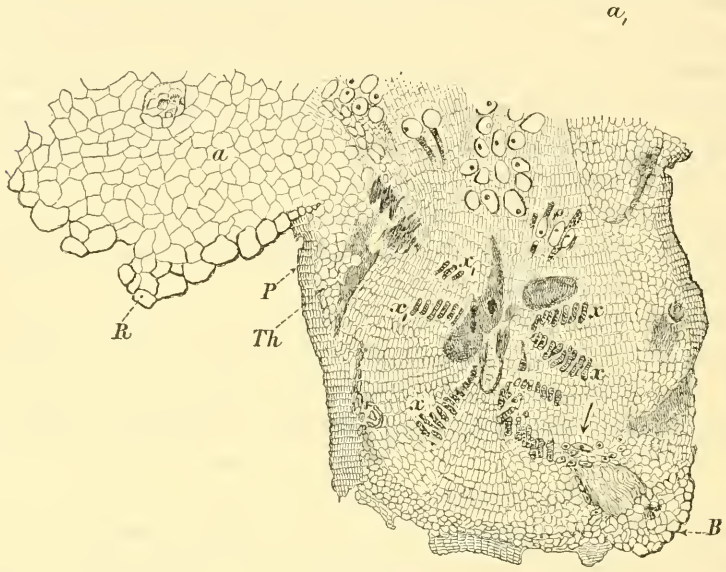


Fig. 3.

in der Wirtswurzel verfolgbar sei, wurde der (nach Abtragung der Knolle in der Schnittebene *a a*, vergl. Textfig. 2) übrig bleibende untere Teil durch einen mit *b b* angedeuteten Schnitt ungefähr halbiert. Die eine der beiden Wurzelhälften mit anhaftendem Rest der Knollenbasis wurde in Längsschnitte, die andere in Querschnitte zerlegt. Das Ergebnis, daß Thalluselemente nur in dem knollenförmig angeschwollenen, höchstens 2 *mm* im Durchmesser besitzenden Teil gefunden wurden, ist schon oben verzeichnet. In Bezug auf den Thallus war der zweite Schnitt der durch Querschnitte zerlegten Hälfte der belehrendste. Die bei 30facher Vergrößerung gezeichnete Textfig. 3 gibt denselben in etwas schematisierter Weise wieder.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Die Verbindung der Punkte $a a_1$ zeigt den Ort an, wo die Knolle der Wurzel aufgesessen war; a liegt im Knollengewebe der *Balanophora*, bei a_1 ist dasselbe beim Zerteilen der Wurzel mit einem Stück Gewebe der letzteren abgebrochen. Zentral zwischen $a a_1$ begegnet uns die Hauptmasse des großzelligen Thallus, eingelagert einem an Tracheiden armen, wesentlich kallösen Parenchym, das als Wucherung aus der Wurzel in die Parasitenknolle übergetreten ist. Links von der Mittellinie, genähert a, liegt wieder eine größere Ansammlung von Thalluszellen. Solche waren aber offenbar bis zum Zentrum der Wirtswurzel vorgedrungen gewesen. Denn hier findet man Inseln offenbar abgestorbener Gewebsmassen, in denen Reste von Thalluselementen noch nachweisbar sind, Partien, die am Präparate braungelb verfärbt erscheinen, die in unserer Skizze grau angedeutet sind.

Der einseitig offenbar in die Wirtswurzel vorgedrungene Thallus hat auch einseitig die Holzbildung in ihr wesentlich beeinflußt. Denn während wir auf der Gegenseite noch einigermaßen ungestört die in keilartige Abschnitte gesonderten, tracheale Elemente führenden Holzmassen durch breite Bänder von Markstrahlenparenchym abwechslungsweise unterbrochen vorfinden, hat auf der Seite der ansitzenden *Balanophora*-Knolle der Holzzuwachs fast durchwegs den Charakter eines kallösen Parenchyms und nur einige kleine Inseln enthalten noch tracheale Elemente.

Von Interesse ist ferner, daß sich von dem außen befindlichen Knollenparenchym aus ein mehrere Zellagen umfassender Streifen von Parasitengewebe unter dem Wurzelperiderm (P), in die Rinde der Wirtswurzel hinein verfolgen läßt. Unter demselben findet sich gebräuntes Gewebe, in dem mehr nach dem Innern gelegenen sind Thalluszellen des Parasiten erkennbar.

Ganz ungestört ist die Holzbildung nun allerdings auch auf der $a a_1$ gegenüberliegenden Seite der Wirtswurzel nicht. Dort nämlich, wo der mit B bezeichnete Buckel an dieser vorspringt, ist der Wurzel Knollenparenchym von *Balanophora* aufgelagert und in der Gegend des ↙ am Wirtswurzelquerschnitte, wo auch eine bemerkbare Störung in der Ausbildung des Holzes hervortritt, finden sich wieder Thalluszellen

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

der *Balanophora*, die aber im ganzen kleinzellig und nur durch die großen Zellkerne sicher kennbar gemacht sind. Dieser kleinzellige Thallus war auch in der Serie von Längsschnitten, die durch die zweite Hälfte der (durch den Schnitt *bb*, siehe Textfig. 2, geteilten) Wurzel angefertigt wurde, zu finden. Diese Längsschnitte wurden aa_1 parallel, von oben beginnend geführt und in der unteren Hälfte, etwas unter der Mitte, begann der relativ kleinzellige Thallus aufzutreten. In den der Peripherie sich nähernden Schnitten wurden die Thalluszellen immer zahlreicher.

Wie nun diese Verhältnisse zu deuten sind, getraue ich mich nicht sicher zu entscheiden. Es scheinen zwei Möglichkeiten vorzuliegen.

Die Entwicklung der in der Fig. 3 links dargestellten Knolle aus einem an der Wirtswurzel gekeimten Samen ist nicht zu bezweifeln. Es könnte nun auch die aus *Balanophora*-Parenchym bestehende Protuberanz bei *B* der Textfig. 3 einem zweiten Keim entstammen, dessen Entwicklung vielleicht später als die jenes an der Gegenseite einsetzte und durch die Konkurrenz der älteren Pflanze beeinträchtigt blieb. Es wäre aber auch denkbar, daß durch die Infektion des ersten Keimlings und im Zusammenhang mit dessen Thallusbildung noch an einer zweiten Stelle *Balanophora*-Gewebe nach außen getreten und so eine zweite Knollenbildung, diese auf vegetativem Wege, eingeleitet worden wäre.

In Berücksichtigung dieser Sachlage habe ich p. 444 die Möglichkeit zugestanden, daß auch bei den *Balanophora*-Arten *B. globosa*, *B. elongata* eine neue Knollenbildung auf vegetativem Wege vorkommt, mit der Beschränkung jedoch, daß solches jedenfalls nur im engsten Anschluß an dem Ort der vorausgehenden Knolle stattfinden könnte, da auf nur einigermaßen entfernte Strecken eine Ausbreitung des Thallus in den freien Teilen der Nährwurzel durchaus nicht nachweisbar ist. Ich gestehe aber, daß ich der ersten erörterten Annahme mehr Wahrscheinlichkeit zuspreche. Zwischen dem kleinzelligen Thallus unter dem *Balanophora*-Gewebe bei *B* und dem großzelligen im Zentrum der Wurzel schien kein Zusammenhang zu existieren und es wurde auch kein Anzeichen gefunden, das

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

darauf hingedeutet hätte, daß das Knollengewebe bei *B* aus dem Innern der Nährwurzel hervorgeschoben worden wäre.

Die dargelegten Tatsachen erweisen also das schon früher Ausgesprochene, daß von einer Ausbreitung des Thallus in den knollenfreien Teilen der Nährwurzeln bei *B. elongata* und *B. globosa* nicht die Rede sein kann. Die Möglichkeit, daß die diesbezüglichen Verhältnisse bei *B. reflexa* und bei *B. indica* andere und den von Beccari sowie Solms-Laubach gemachten Angaben ensprechende seien, wurde schon früher zugegeben; es liegt dann eben ein verschiedenes Verhalten der verschiedenen *Balanophora*-Arten vor.

Auf die von Beccari ins Treffen geführte Beobachtung, daß an der gleichen Wirtswurzel nur *Balanophora*-Individuen des gleichen Geschlechtes stehen (er schreibt p. 2 sogar: »Ho osservato che le piante del medesimo sesso non si trovano confuse; ma su di un albero si sviluppavano piante maschie, su di un altro piante feminee esclusivamente«), möchte ich nicht zu viel Gewicht legen. Seine Angaben sind viel zu allgemein gehalten, um ihnen eine bindende Beweiskraft zuzugestehen. Das Tatsächliche seiner Beobachtung will ich gar nicht bezweifeln, aber ich möchte nur daran erinnern, wie häufig es bei diöcischen Pflanzen oder solchen mit heterostylen Blüten vorkommt, daß in weiterem Umkreis auf einem Standorte nur Individuen eines Geschlechtes oder einer Blütenform auftreten, obgleich jede derselben für sich aus einem Samenkorn aufgewachsen ist.

Für *B. elongata* erwähnt übrigens Junghuhn,[1] »daß man auf Wurzeln, die, wie die Nachgrabung lehrt, zu demselben Baumstamm gehören, allerdings Receptacula mit weiblichen und andere mit männlichen Blütenkolben findet«.

Für *B. globosa* und *B. elongata* ist es also sehr wahrscheinlich, daß die Knollen überwiegend, wenn nicht ausschließlich, aus einem Samen hervorgegangene Einzelindividuen sind. Der Thallus ist bei ihnen und vermutlich noch mindestens bei einer Anzahl anderer

[1] Über Javan'sche Balanophoreen. Acta Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., Vol. XVIII, Suppl., p. 220.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Arten beschränkt auf den Ort der Keimung an der Wirtswurzel und auf die Auszweigungen, die diese von hier aus in die Knolle des Parasiten treibt oder die sich gewissermaßen mit ihr zugleich entwickeln.

Welcher Natur sind nun diese Auszweigungen? Wir finden bei den früheren Autoren für dieselben in der Regel die Bezeichnung »Gefäßbündel«, »Gefäßstränge«, »Holzstränge«. So spricht Unger von »der Verzweigung der von dem Holzkörper der *Ficus*-Wurzel ausgehenden Gefäßbündel«. Solms-Laubach stellt fest, daß an der Basis der Knolle eine besonders starke hypertrophische Ausbildung der Nährwurzel stattfindet: »Es bildet sich eine vollständige, parenchymatische Callusmasse, die von den Zellen und Zellgruppen des Parasiten aufs reichste durchlagert wird. Von diesem Callus gehen die den Knollen durchziehenden Gefäßstränge aus, die sogenannten »Knollengefäßbündel«. Sie sind in der Jugend Ausstrahlungen dieses basalen Gewebskörpers, rings vom Parasitenparenchym umhüllt. Später werden ihre Zellen großenteils in Trachealgebilde verwandelt. Ihrer ganzen Länge nach sind sie mit einzelnen Thalluszellen der *Balanophora* oder ganzen Nestern derselben durchsetzt. Die Bestandteile des Nährholzes erscheinen nur wie schmale, diese umspinnende Platten. *B. indica* behält diesen Bau bis zur Entwicklung der Blütensprosse bei. Bei den anderen Arten ist in der entwickelten Knolle von den in ihnen liegenden Thalluszellen wenig mehr vorhanden: starke, unregelmäßige Holzstränge, in denen man die Reste dieser Zellen als gelbgefärbte Nester nachweisen kann.« So bei Solms-Laubach. Man sieht, daß er die in die Knolle übertretenden Auszweigungen als Gefäßstränge bezeichnet.

Auch Göppert, der diese Auszweigungen am genauesten studiert, merkwürdigerweise aber den *Balanophora*-Thallus in ihnen übersehen hat, spricht in der Regel von den »Gefäßbündeln der Mutterpflanze«, welche diese in die Parasitenknolle entsendet. Aus seinen Beschreibungen geht aber deutlich hervor, daß diese Auszweigungen nicht nur Gefäßbündel sind. So schreibt er p. 10: »Es bilden sich nun an der angeschwollenen Stelle (der Wirtswurzel) mehrere mit Rinde bekleidete Verlängerungen des Holzkörpers, welche in unbestimmter Zahl in das zellige

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Parenchym der Knolle eintreten und nun die Rolle eines Gefäßsystems übernehmen.« Dann spricht er wieder von »der Rinde des Mutterkörpers«, wobei als solcher die Auszweigungen der Wirtswurzel gemeint sind. Auf p. 12 schreibt er: »Die Gefäßbündel der Mutterpflanze bestehen nach außen aus Rindenzellen, denen nun die des Holzkörpers folgen. Je nach der Größe des letzteren erkennt man nun noch deutlich den Markzylinder, die von demselben ausgehenden Markstrahlen, wie bei *B. elongata* (Tab. I, Fig. 4 *Aa*, Fig. 5 *a*), ganz besonders deutlich in dem sehr großen, 1 Linie im Dm. haltenden »Holzbündel« der *B. maxima* (Tab. I, Fig. 22 und 23 *a*).«[1] Er fährt dann fort: »Bei geringem Umfang der Äste tritt nun das Mark, wie bei den Wurzeln der mir bekannten Dikotylen mehr zurück«,[2] etc. Endlich einmal das Wort Wurzeln! Und bei der Erklärung des Bildes Fig. 28, Tab. II, entschließt er sich zu sagen: »*D* bezeichnet die Gefäßbündel oder richtiger Wurzeläste der Mutterpflanze.«

Ich glaube, daß man die Auszweigungen der Wirtswurzel in den *Balanophora*-Knollen in der Tat ruhig als Wurzeln oder doch Wurzeläste bezeichnen soll. Zur Begründung dessen sei auf Fig. 6 der Tafel hingewiesen, die uns den Querschnitt einer solchen Auszweigung vorführt. Auf einer Seite ist auch das dieselbe umgebende Parenchym der Parasitenknolle sichtbar. (Das Balanophorin war vor der photographischen Aufnahme mit Äther weggelöst worden und der Holzkörper war mit Phloroglucin-Salzsäure gefärbt.) Wir finden den zentralen Holzkörper von größeren Markstrahlen radial durchsetzt, erkennen um ihn ringsherum deutlich eine kambiale Zone, an die sich außen ein kleinzelliges Rindengewebe anschließt. Siebröhren sind, wenigstens in den stärkeren Auszweigungen, in der vom Kambium

[1] Diese Figuren sind sehr klein gehalten und deuten das Besprochene kaum an.

[2] Einen solchen Fall bildet er auf Taf. II, Fig. 28, bei starker Vergrößerung ab. Die Figur zeigt Rinde und Parenchym der *Balanophora*-Knolle, die dem letzteren eingestreuten, der *Balanophora* angehörigen Leitstränge und ein Stück des Querschnittes durch das »Gefäßbündel« der Mutterpflanze. Die Rinde desselben ist deutlich wiedergegeben, Mark und Markstrahlen fehlen jedoch in dieser Abbildung. Göppert's oben gegebene Deutung für dieses Verhalten wird jedenfalls nicht zutreffen, sondern es wird sich um eine Wirtspflanze, in deren Wurzeln überhaupt kein Mark zur Differenzierung kommt, handeln.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gebildeten sekundären Rinde reichlich nachweisbar. Eine stärkere Umbildung haben diese Wurzeln allerdings erfahren, insbesondere ist die Rinde reduziert, großzelliges peripheres Rindengewebe fehlt vollständig. Eng umschließt sie das Knollenparenchym der *Balanophora*, und zwar stets mit einigen Schichten dem übrigen Parenchym gegenüber kleinerer Zellen, die überdies ausnahmslos durch verholzte Wandungen ausgezeichnet sind.

In der Achse des Holzkörpers entwickelt sich die Hauptmasse des Thallus (die in Fig. 6 mit Kreuzchen bezeichneten Zellen sind solche, die ihm angehören), dessen Zellen hauptsächlich parallel der Achse des Wurzelastes verlaufen. Doch gehen von den Längsreihen auch radial verlaufende Seitenzweige nach der Peripherie ab, wie andrerseits von dem den Wurzelast umgebenden Parenchym des Parasiten Thalluszellen zentripetal eindringen, als Haustorien funktionieren und da und dort auch die Verbindung mit den zentralen Längsreihen des Thallus erreichen und erzielen.

Wie sehr die Wurzelstränge des Wirtes sich eignen, dem an ihnen haftenden und saugenden Parasiten die nötigen Nährstoffe zuzuführen, das zu zeigen, wurde durch Fig. 7 der Tafel angestrebt. Es ist in dieser ein Schnitt durch denselben Wurzelstrang wiedergegeben, der auch in Fig. 6 vorliegt, nur aus einer höher gelegenen Zone des von *B. elongata* stammenden Knollenstückes. Auch hier wurde das Balanophorin entfernt, daher das Knollenparenchym wie entleert aussieht, dann aber wurde der Schnitt mit Jodalkohol behandelt und — um den Stärkereichtum in dem Wurzelaste zur Anschauung zu bringen — in Jodglyzerin liegend photographiert. Während in Fig. 6 die Elemente des Holzkörpers, auch das Holzparenchym und die Markstrahlzellen deutlich unterscheidbar sind, bleiben in Fig. 7 nur die Tracheen und die Thalluszellen als solche erkennbar; alles übrige erscheint infolge des großen Stärkereichtums nur als eine umgebende dunkle Masse. Aber auch die Rinde und die äußeren Partien des Markstrahlenparenchyms sind stärkereich, wenn deren Zellen von den Stärkekörnern auch nicht vollends gefüllt sind; darum treten diese oder Gruppen solcher als dunkle Punkte und Pünktchen in diesen Geweben auch einzeln hervor.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Bietet das Querschnittsbild der stärkeren Wurzelauszweigungen noch die wesentlichen Merkmale des Wurzelbaues, so mangeln solche allerdings den wachsenden Spitzen derselben. Und wenn recht junge Wurzeln von Parasiten befallen werden, so ist die Alteration, die der Bau der Auszweigungen durch den Parasiten erleidet, eine so weitgehende, daß auch am Querschnitte derselben die Ähnlichkeit mit einer Wurzel nicht mehr hervortritt. Das war z. B. der Fall an der Auszweigung in der kleinen, Fig. 3 abgebildeten *Balanophora*-Knolle. In Fig. 4 ist ein basaler Querschnitt durch die Knolle gegeben; der Querschnitt des Wurzelastes erscheint darin in mehr x-förmigem Umriß. Das scheint die Folge einer annähernd in der Schnittebene erfolgenden Spaltung in vier Seitenauszweigungen zu sein. Solche Wurzelauszweigungen bilden nur mehr sehr spärlich tracheale Elemente aus, die in kräftigeren (Fig. 6) doch reichlich noch vorhanden sind. Den Kern der Auszweigungen bildet dann ein kallöses Holzparenchym. Immer aber sieht man außenherum ein kambiumartiges Meristem verlaufen und außerhalb desselben befinden sich noch 3 bis 4 Zellagen Rindenparenchym, dem sich die mehrschichtige, verholzte Scheide, gebildet aus dem Knollenparenchym der *Balanophora*, eng anschließt.

Die Gewebe der Wurzelauszweigung in Fig. 4 waren sehr inhaltsarm, es fehlte z. B. Stärke nahezu gänzlich. Man gewann den Eindruck, als ob der Parasit seinen Wirt völlig erschöpft hätte, und es ist wahrscheinlich, daß solche schwache Wirtswurzeln absterben und mit ihnen natürlich auch der Parasit auf früherer oder späterer Entwicklungsstufe eingeht.

Betrachtet man das Verhältnis der *Balanophora* zur Wirtswurzel im ganzen, dann wird man sagen können, daß der Parasit auf der Nährwurzel eine Gallenbildung auslöst.[1] Erst kommt die Hypertrophie der befallenen Wurzel, dann die Wucherung eines

---

[1] Dieser Auffassung begegnet man schon bei den älteren Autoren. Unger (Beiträge zur Kenntnis der parasitischen Pflanzen, I, p. 27) schreibt: » Schon Rob. Brown sagt von der Verbindung der *Balanophora* mit dem fremden Stock, daß man annehmen müsse, der keimende Same der Schmarotzerpflanze übe eine spezifische Wirksamkeit auf ihn aus, in deren Folge sich eine Bildung erzeuge, die analog den Gallen den Schmarotzer trägt und schirmt.« Auch Nees v. Esenbeck äußert sich in dem Zusatze zu Junghuhn's Abhandlung: »Über

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

reichgegliederten Systems von Auszweigungen. Sowohl mit Zoocecidien als Mykocecidien lassen sich Vergleiche ziehen. In ersterer Beziehung läge derjenige mit den Gallen, die *Cynips Caput Medusae* Hrtg. auf der Eiche erzeugt, oder auch mit den Bedeguar-Gallen von *Rhodites Rosae* L. nahe, in letzterer mit den Hexenbesen erzeugenden parasitischen Pilzen. Es ist ein förmlicher Wurzelhexenbesen, den die befallene Wirtswurzel im Innern der *Balanophora*-Knolle erzeugt. In beiden Fällen haben wir freilich den Unterschied, daß bei *Balanophora* die ganze Galle mit ihren Auszweigungen vom Parasitengewebe eng umschlossen wird, mit ihm zugleich aufwächst, so daß jede *Balanophora*-Knolle ein **symbiontisches** Gebilde[1] darstellt, bestehend aus den untrennbar vereinigten und notwendig zur *Balanophora*-Knolle gehörigen Wurzelauszweigungen des Wirtes einerseits, aus den Geweben des Parasiten andrerseits. Wie ein Flechtenthallus konstant die Elemente zweier verschiedener Organismen aufweist, so auch die Knolle

---

Javan'sche Balanophoreen« (l. c. p. 227) mit vieler Klarheit: »Wie das Wachsen des Pilzes mit einer heteromorphen Entwicklung der Nährpflanze anhebt (man denke z. B. an *Podisoma Juniperi* und *Gymnosporangium Juniperinum*, wenn man die tieferen Brandarten noch zu abstrakt finden sollte), so hebt auch bei jenen akotyledonischen Parasiten höherer Art der Entwicklungsprozeß mit einer bedeguarischen Affektion .... an.«

[1] Der Ausdruck »Symbiose« ist für die *Balanophora*-Knolle bisher nicht verwendet worden, erhält aber bei der so eigenartigen Verschmelzung, zu der sich Parasit und Wirt in ihr vereinigen und die auch zu der Charakterisierung derselben als »corpus intermedium«, »Mittelkörper«, bei den älteren Autoren geführt hat, einen gewissen Grad von Berechtigung. Man muß sich nur bewußt bleiben, daß er hier der engeren Definition, die De Bary für den Begriff der Symbiose gegeben hat, nicht entspricht. Eine Gegenseitigkeit im Nutzen der beiden Symbionten ist ja im Falle von *Balanophora* sicher ausgeschlossen, doch ist diese Gegenseitigkeit ja selbst für die beiden Symbionten im Flechtenkörper noch wenig klargelegt. Man vergleiche in letzterer Hinsicht insbesondere die Abhandlung Elenkin's »Die Symbiose als abstrakte Auffassung des beweglichen Gleichgewichtes der Symbionten« (Bullet. Jardin Botan. de St. Pétersbourg, Vol. VI, 1906, p. 1—19). In seinem Resumé sagt da Elenkin: »Wie meine Beobachtungen an den Flechten und die vieler anderer Autoren an verschiedenen Fällen von Symbiose zeigen, lassen sich tatsächlich immer nur Fälle von parasitischer oder saprophytischer Ernährung eines Symbionten auf Kosten des andern beobachten, doch niemals Mutualismus.«

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

einer *Balanophora*. Nur kann hier, wie bei Gallenbildungen überhaupt, von keiner mutualistischen Symbiose gesprochen werden, sondern der Nutzen ist ganz auf Seite des einen Symbionten. Die Wirtswurzel tritt mit ihrer Gallenbildung völlig in den Ernährungsdienst für den Parasiten. Jedenfalls kann aber bei *Balanophora* von einer durch eine Blütenpflanze hervorgerufenen Gallenbildung gesprochen werden, die sich den Zoocecidien und Mykocecidien vollkommen analog anschließen läßt. Solche »Blütenpflanzen-Gallen« werden nicht viele zu verzeichnen sein.

Die Keimung ist in der Familie der Balanophoreen nur für *Cynomorium* bekannt, eine Gattung, die mir nach allem von dem Gros der übrigen größeren Abstand zu haben scheint.

Was die Entwicklung der einzelnen Knolle von *Balanophora* anbelangt, so haben offenbar die Beccari'schen und Solms-Laubach'schen Angaben von der Existenz eines intramatrikalen Thallus auch in den knollenfreien Teilen der Nährwurzeln bei *B. reflexa* und *B. indica* zur Annahme geführt, daß aus einem solchen vegetativ neue Knollen entstünden und im Innern der Nährwurzeln zur Anlage kämen. So schreibt Solms-Laubach an einer Stelle, wo er von jugendlichen Knollen berichtet: »Knöllchen, die noch von der Nährrinde bedeckt gewesen wären, wurden nicht gefunden; alle ragten schon frei mit ihrer Spitze an die Oberfläche.« Und weiter: »Der junge Knollen wächst vom Anfang an durch interkalare Gewebebildung, ohne je einen Vegetationspunkt aufzuweisen. An seiner Basis, wo er die Wurzelrinde durchbrach, steht der Knollen direkt mit dem Holze der Nährpflanze in Verbindung.«

Durch Abbildungen ist aber ein solcher Entwicklungsgang auch für eventuelle Adventivpflanzen von *B. reflexa* und *B. indica* nicht belegt; ich habe den Eindruck, daß auf denselben vielmehr durch Analogie zu der intramatrikalen Blütenentwicklung der Rafflesiaceen geschlossen wurde, wobei auch an eine vorerst intramatrikale Lage aus Samen hervorgegangener Thallusbildungen und sekundär von diesen ausgehender erster Knollenentwicklung gedacht werden konnte. Alles, was aber die Abbildungen uns über das Aufsitzen der *Balanophora*-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Knollen an den Wirtswurzeln vor Augen führen, scheint mir unbedingt auf eine extramatrikale Entwicklung derselben hinzuweisen.

Bezüglich der aus Samen hervorgehenden Knollen scheint auch Engler zu gleicher Ansicht gelangt zu sein. In seiner Bearbeitung der Balanophoreen in den »Natürlichen Pflanzenfamilien«[1] sagt er, nachdem er über den Keimling von *Cynomorium* gesprochen hat: »Von mehreren der übrigen Gattungen kennt man Jugendstadien. Dieselben sind allemal kleine Knöllchen ohne jede Spur von Kotyledonen und Wurzel. Diese Knöllchen umfassen mit ihrer Basis einen größeren oder geringeren Teil der Wurzeloberfläche, indem sie von der Anheftungsstelle aus nach beiden Seiten in wulstartige Anschwellungen auswachsen. An der Berührungsstelle schwindet das Rindengewebe der Nährwurzel,[2] während sich der Holzkörper desselben in eine mehr oder weniger strahlige, im Parenchym der Knolle bisweilen weit vordringende Masse spaltet, letzteres im höchsten Maße bei *Balanophora*.«

---

[1] III, 1, p. 242.

[2] Ein solches »Schwinden« der Nährwurzelrinde findet wohl kaum statt. Wie mir Textfig. 3 zu beweisen scheint, findet nur ein Auseinanderdrängen der Rinde durch die in die Parasitenknolle vordringenden Auszweigungen der Wirtswurzel statt. Auch die Beschränkung des Thallus auf das »Nährholz« ist bei *Balanophora* nicht so weitgehend, wie man nach der Solms-Laubach'schen Darstellung schließen könnte. Er schreibt p. 34 seiner Abhandlung »Über den Thallus der Loranthaceen etc.«: »Und ferner ergibt sich als immerhin bemerkenswerte Tatsache die vollkommene Analogie, die zwischen dem Thallus der Rafflesieen und dem der Balanophoreen andrerseits besteht. Dort in der Rinde, hier im wuchernden Nährholz gelegen, erzeugt er in beiden Fällen Gewebsmassen, deren Inneres der Entstehungsort endogener Blütensprosse wird. Bei den Rafflesieen bleiben dieselben in der Nährrinde verborgen, bei den Balanophoreen treten sie als seltsam geformte Knollen über deren Oberfläche hervor.«

Die Thallusausbreitungen der Balanophoreen beschränken sich ebensowenig auf das Holz als diejenigen der Rafflesiaceen auf die Rinde. In Textfig. 3 sehen wir unterhalb *P* in mehreren Lagen *Balanophora*-Gewebe in der Rinde. Ferner ist zu beachten, daß die Wurzelauszweigungen in der Knolle mit Rinde bekleidet sind und daß diese vom Thallus ebenso durchzogen wird wie die axilen Holzmassen. Der zu dem bei *B* (Textfig. 3) gelegenen, aus *Balanophora*-Gewebe bestehenden Höcker gehörige kleinzellige Thallus durchsetzte in reichlicher Weise das Rindengewebe der Wirtswurzel.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Es ist kaum zu bezweifeln, daß die Keimung von *Balanophora* in mehr minder ähnlicher Weise erfolgt wie jene von *Orobanche*. Bei der leichten Beschaffbarkeit von Samen der *Balanophora*-Arten und der geeigneten Wirtspflanzen wäre es wohl an der Zeit, daß einmal in einem der Tropengärten die künstliche Aufzucht versucht und die Entwicklungsgeschichte lückenlos erforscht würde.[1] Ich stelle mir die Sache keineswegs als besonders schwierig vor und denke, daß man folgende Annahmen im vorhinein machen darf:

1. Die Samen werden zu ihrer Keimung (ebenso jene der Rafflesiaceen) so wie die der Orobanchen und jene von *Lathraea* und *Tozzia* die Anwesenheit einer geeigneten Nährwurzel erfordern.

2. Die Keimung wird sowohl an unterirdischen als an bloßliegenden oder -gelegten Wurzeln, vermutlich aber nur an jüngeren, stattfinden können.

3. Der größte Teil des Keimlings dürfte als Thallus in das Innere der Nährwurzel eintreten; vielleicht schon durch Fernwirkung auf das Kambium oder aber erst durch direkte Einwirkung veranlaßt er dieses, Auszweigungen anzulegen, die fortwachsend die Rinde durchbrechen und in die inzwischen durch die Ernährung seitens des Thallus angeregte Knollenbildung einwachsen. Diese letztere wird vermutlich aus einem außen verbliebenen Rest des Keimlings gebildet, könnte aber auch von den der Oberfläche nahegelegenen Zellen des gewissermaßen als Keimfaden funktionierenden ersten Thallusstückes seinen Ausgang nehmen.

---

[1] Die Abbildungen, die J. D. Hooker auf Tab. VI, Fig. 7 und Fig. 8, seiner Abhandlung »On the Structure and Affinities of *Balanophora*« (Transactions of the Linnean Society, Vol. XXII, 1859) von Jugendstadien der *B. involucrata* gibt, sind zu mangelhaft, um ein klares Verstehen zuzulassen. Diese Art scheint nach den Hooker'schen Abbildungen manche Eigenheiten aufzuweisen und könnte sich möglicherweise bei derselben auch eine vegetative Propagation durch den Thallus vorfinden, ähnlich der, wie sie für *B. reflexa* und *B. indica* angegeben wird.

Nach dem, was sich aus vorliegenden Abbildungen schließen läßt, liegt in den Knollen von *Langsdorffia* eine jener von *Balanophora* zunächst stehende Bildung vor. Die Knollendurchschnitte, welche Hooker (On the Structure and Affinities of *Balanophora*) auf Tab. II darstellt, lassen auch hier ein deutliches Eintreten von Wurzelauszweigungen des Wirtes in die Knollen des Parasiten erkennen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Eine andere Frage, die von einem in den Tropen dauernder stationierten Botaniker leicht gelöst werden könnte und die doch einiges Interresse hat, wäre die, die Zeitdauer zu bestimmen, welche eine *Balanophora*-Knolle bis zur Erlangung der Blühreife braucht. Wenigstens von solchen Jugendstadien ausgehend, wie sie Fig. 3 der Tafel zeigt und die gewiß leicht aufzufinden sind, wäre die Frage vorerst approximativ zu lösen. Daß Gunst oder Ungunst der Verhältnisse die Entwicklungsschnelle stark beeinflussen werden, ist von vorherein zu erwarten. Vermuten möchte ich, daß diese Entwicklung keinen zu langen Zeitraum erfordert und daß auch darin sich die Balanophoreen den Orobanchen ähnlich verhalten dürften, wie ja auch sonst trotz des Ausschlusses jeder verwandtschaftlichen Beziehungen mehrfache Analogien mit denselben bestehen.

Zusammenfassung.

Bei *Balanophora globosa* und *B. elongata* ist der Thallus auf die Auszweigungen beschränkt, die von den Wirtswurzeln in die Knolle abgehen. In der Nährwurzel, außerhalb der Knolle, finden sich Thalluselemente nur unmittelbar unterhalb des Insertionsortes des Parasiten.

Nach den Angaben von Beccari für *B. reflexa* und jenen von Solms-Laubach für *B. indica* ist bei diesen Arten das Verhalten anders; auch fern vom Ansatzpunkte der Knollen sollen in den Nährwurzeln Thalluszellen des Parasiten nachweisbar sein.

Während für diese Arten aus dem angegebenen Verhalten geschlossen wurde, daß auch vegetativ von dem sich ausbreitenden Thallus einer Mutterpflanze neue *Balanophora*-Knollen entstehen können, ist es für *B. globosa* und *B. elongata* sehr wahrscheinlich, daß jede Knolle einem Samen ihren Ursprung verdankt. Die Thalluszellen verlaufen in Ketten und Reihen, besitzen bedeutende Größe und gemahnen häufig in Form und Aussehen an Riesenhefezellen. Im Raume verbleiben sie stets im Zusammenhang.

Die außerordentliche Größe der Thalluszellen und die dadurch erzielte bedeutende Oberfläche dieses Absorptions-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

gewebes kann als Resultat des Bedürfnisses angesehen werden und steht offenbar in Korrelation mit der Beschränkung des Thallus auf ein relativ begrenztes Gebiet im Wirte, nämlich auf das System von Auszweigungen, welche die Wirtswurzel in die *Balanophora*-Knolle treibt.

Diese Auszweigungen wurden früher als »Gefäßbündel«, »Gefäßstränge«, »Holzstränge« bezeichnet; sie besitzen auf Querschnitten aber einen ganz wurzelartigen Bau und sind darum wohl auch besser als modifizierte Wurzeln zu betrachten und als »Wurzelauszweigungen« zu benennen. Der Thallus durchzieht dieselben in axilen Längsreihen, doch kommen auch radial nach außen abgehende Zweige vor, wie andererseits das die Wurzelauszweigungen umgebende Knollenparenchym radial nach innen haustoriale Ausstülpungen oder Zellreihen entsendet, welch letztere eventuell den Anschluß an den axilen Thallus gewinnen. Durch den Parasiten wird auf den Wirtswurzeln eine Gallenbildung ausgelöst, analog und vergleichbar gewissen Zoo- oder Mykocecidien, wie den Bedeguar-Bildungen oder den Hexenbesen. Man könnte die Auszweigungen der Nährwurzel in der *Balanophora*-Knolle einen »Wurzelhexenbesen« nennen und die Gallenbildung der *Balanophora* als eine »Blütenpflanzengalle« den Zoo- und Mykocecidien an die Seite stellen.

Auch wird der symbiontische Charakter einer jeden *Balanophora*-Knolle hervorgehoben, die stets aus den Elementen zweier verschiedener Organismen aufgebaut ist: aus den Wurzelauszweigungen des Wirtes und den Geweben des Parasiten. Natürlich ist es keine mutualistische Symbiose, sondern die Wirtswurzel tritt mit ihrer Gallenbildung völlig in den Ernährungsdienst des Parasiten.

Endlich wird eine Erörterung der mutmaßlichen Keimungsbedingungen sowie des Entwicklungsganges gegeben und auf die wünschenswerte Durchführung diesbezüglicher Versuche in einem der Tropengärten hingewiesen.

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Bilder sind photographische Aufnahmen.

Fig. 1. Durchschnitt einer jüngeren Knolle von *Balanophora globosa* und des längsdurchschnittenen Endstückes der Nährwurzel. Die Auszweigungen dieser in der Knolle treten gut hervor. Natürliche Größe.

Fig. 2. Knolle von *Balanophora elongata* im Durchschnitte. Starke Hypertrophie des Wurzelendstückes der Nährwurzel innerhalb der Knolle. Die von jener ausgehenden Wurzelauszweigungen teilweise getroffen. Natürliche Größe.

Fig. 3. Zwei junge *Balanophora*- (sehr wahrscheinlich *B. elongata*) Pflanzen an ihren Wirtswurzeln. Natürliche Größe.

Fig. 4. Querschnitt durch die kleinere der in Fig. 3 abgebildeten Knollen, $1^1/_2$ *mm* ober der Insertion. Man erkennt im Zentrum gut abgegrenzt den im Umriß etwa x-förmigen Querschnitt der in die Knolle eingetretenen Auszweigung der Nährwurzel. Innerhalb desselben sind schon bei dieser schwachen Vergrößerung die großen Thalluszellen des Parasiten, ja sogar ihre Zellkerne erkennbar. Die dunklen Inseln im Knollenparenchym sind die der *Balanophora* angehörigen Gefäßbündel; am Umfange heben sich die Rindenzellen der Knolle deutlich ab. Vergrößerung 9·5.

Fig. 5. Partie aus dem zentralen Teil der Fig. 4, enthaltend einen Teil der Wurzelauszweigung des Wirtes und des Knollenparenchyms von *Balanophora*. Im ersteren tritt stellenweise (besonders von der Mitte der Figur abwärts) der Thallus der *Balanophora* gut hervor. Es sind dies die großen, tonnenförmigen, hefeähnlichen Zellen mit den großen Zellkernen. Vergrößerung 51.

Fig. 6. Partie aus dem Querschnitte einer Knolle von *Balanophora elongata*, enthaltend den Querschnitt durch eine Wurzelauszweigung des Wirtes und diese umgebendes (besonders oben) Knollenparenchym. Der wurzelartige Bau der Auszweigung tritt hervor. Man erkennt den zentralen Holzkörper, radial durch breite Streifen von Markstrahlenparenchym unterbrochen; gegen die Peripherie die Anwesenheit eines Kambiums und zu äußerst kleinzellige Rinde. Eng schmiegt sich *Balanophora*-Parenchym an, und zwar zunächst mit einigen Lagen kleinerer Zellen, die verholzte Wandungen haben. Diese heben sich am Bilde durch schärferes Hervortreten der Zellwände ab.

Im Holzkörper sind die mit × bezeichneten Zellen solche, die dem Thallus des Parasiten angehören; es sind das jene Thallusteile, welche die Wur-

Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

zelauszweigungen parallel ihrem Verlaufe in Längsreihen durchziehen. Ebenfalls mit × bezeichnet sind an der Peripherie gelegene Zellen, welche von dem umgebenden Knollenparenchym in die Auszweigungen eintretende haustoriale Elemente sind. Vergrößerung 44.

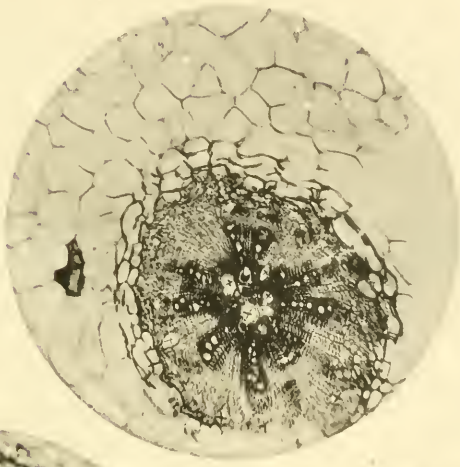
Fig. 7. Ein gleicher Schnitt wie in Fig. 6, aber, um den großen Stärkereichtum der Wurzelauszweigungen zur Anschauung zu bringen, in Jodglyzerin liegend photographiert. Infolge der Stärkemengen erscheint der zentrale Teil des Holzkörpers als dunkle Masse, in der sich nur die trachealen Elemente sowie diejenigen des Thallus abheben. (Letztere sind wie in Fig. 6 durch × gekennzeichnet.) Auch das Markstrahlen- und das Rindenparenchym sind sehr stärkereich, wodurch hier gegenüber Fig. 6 der zellige Aufbau undeutlich erscheint. Vergrößerung 44.

Für die gefällige Übernahme der photographischen Aufnahmen dankt der Verfasser Herrn Privatdozenten Dr. Ad. Wagner, desgleichen für die Besorgung der Textfiguren und Schnitte dem Herrn Assistenten Max Strigl.

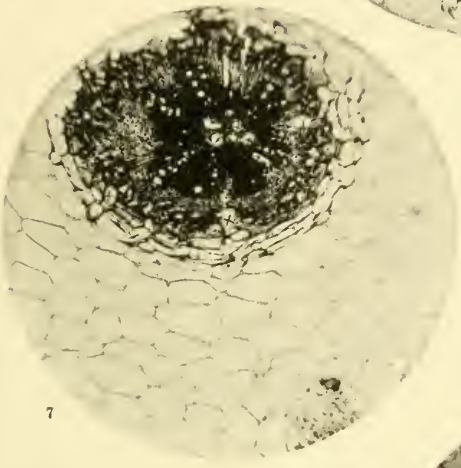
Download from The Biodiversity Heritage Library http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

Download from Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum

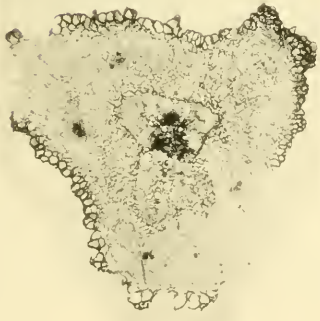
1

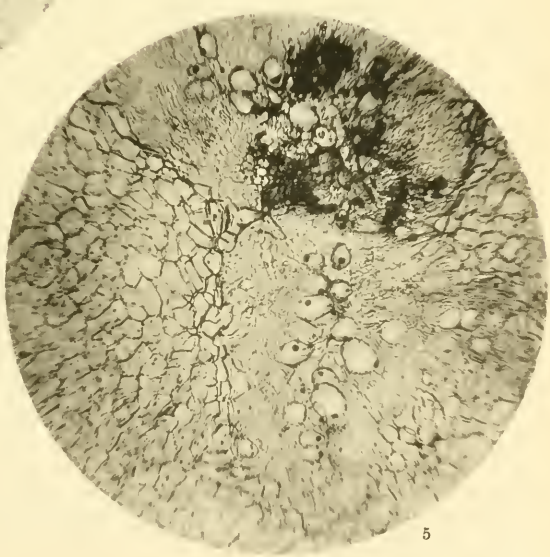

6

3


7

2


4


5

Knustanstalt Max Jaffé, Wien.